

孟氏浮游蓝丝藻在模拟水体中的垂直分布与浮力规律研究

唐忠波^{1,2}, 储昭升^{2*}, 金相灿^{2*}, 曾清如¹

(1. 湖南农业大学资源环境学院, 长沙 410128; 2. 中国环境科学研究院湖泊环境创新基地/国家环境保护湖泊污染控制重点实验室, 北京 100012)

摘要: 采用大型室内湖泊模拟装置对孟氏浮游蓝丝藻在富营养化湖泊中的垂直分布与迁移特征进行了模拟, 并通过 10 L 玻璃瓶实验对孟氏浮游蓝丝藻浮力对光的响应进行了分析. 湖泊模拟实验结果表明, 光照后, 表层孟氏浮游蓝丝藻开始向下层迁移, 光照 8 h 后, 藻丝在深 2~3 m 左右水层形成稳定聚集层; 藻丝容易聚集层在光照度为 $10 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 左右水层, 处于该水层上部的藻丝漂浮百分率 $< 50\%$ 趋向于沉降, 处于该水层下部的藻丝漂浮百分率 $> 50\%$ 趋向于漂浮; 无光照后, 藻丝开始往水体表层聚集, 无光照 12 h 后, 约 20% 的藻丝聚集在水体表层, 无光照 48 h 后, 约 50% 的藻丝聚集在水体表层; 说明浮游蓝丝藻白天主要分布在水体 2~3 m 处, 在早晨或连续的阴天后, 可能在水体表层形成水华. 10 L 玻璃瓶实验结果表明, 强光照 [$100 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]/无光照周期下藻丝漂浮百分率在 30%~70% 间变化, 弱光照 [$25 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]/无光照周期下藻丝漂浮百分率在 30%~50% 间变化, 说明强光照 [$100 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]/无光照周期下藻丝具有明显的沉降与漂浮特征. 1 昼夜内, 藻细胞蛋白质和伪空胞的变化不明显, 糖含量在 14%~35% 间变化, 藻丝的浮力对光照的响应可能通过藻细胞的糖含量变化实现.

关键词: 孟氏浮游蓝丝藻; 湖泊模拟装置; 蓝藻; 浮力

中图分类号: X52 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2008)06-1513-05

Buoyancy Regulation and Vertical Distribution of *Planktothrix mougeoti* in the Simulator Experiments

TANG Zhong-bo^{1,2}, CHU Zhao-sheng², JIN Xiang-can², ZENG Qing-ru¹

(1. Academy of Environment and Resources, Hunan Agriculture University, Changsha 410128, China; 2. State Environmental Protection Key Laboratory for Lake Pollution Control, Research Center of Lake Eco-Environments, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China)

Abstract: The dominance of gas-vacuolated cyanobacteria is often attributed to their buoyancy and buoyancy in response to environmental conditions. Lake simulator experiments (4 m high and 1 m diameter) and pyrex bottle experiments (10 L) were applied to investigate the buoyancy regulation and vertical distribution of *Planktothrix mougeotii* in eutrophic lakes at 28°C. During light phase, the filaments stratify in the 2-3 m after 8 h light exposure and the biomass at the layer attach maximum after 12 h light exposure. During dark phase, the filaments are tent to migrate to the surface. 20% of filaments migrate to the surface after 12 h and 50% of filaments migrate to the surface after 48 h. The buoyancy regulation under light condition is that filaments stratify in $10 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ layers, and the filaments above the layer sink down, while those suspended below the layer float up. The amplitude of diel changes in buoyancy is related to photon irradiance, and the change of buoyancy in light [$100 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]/dark is higher than its in light [$25 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]/dark. Carbohydrate ballasting may be the only mechanism for buoyancy changes in *Planktothrix mougeotii* filaments during the period.

Key words: *Planktothrix mougeotii*; lake simulator; cyanobacteria; buoyancy

蓝藻具备的调节浮力功能是蓝藻在富营养化水体中占据优势的主要因素之一^[1,2]. 蓝藻的浮力调节功能既可以使藻细胞进入水体表层获得充足的光照和 CO_2 ^[3,4], 也可以使之进入深层水体, 获得营养物质^[5~7]. 已有研究表明, 蓝藻细胞浮力对光照的响应机制有 3 种^[8~10]: 膨胀压力增大导致较为脆弱的伪空胞破裂、糖的积累与消耗和伪空胞的合成与稀释.

湖泊模拟装置具有与天然湖泊同等深度的尺度, 能模拟天然光照以及控制温度分层, 因而, 湖泊

模拟装置有可能模拟湖泊中孟氏浮游蓝丝藻的垂直分布与迁移特征. 已有研究表明湖泊模拟装置也能较好地模拟浅水湖泊中铜绿微囊藻和孟氏浮游蓝丝藻的生长特征及微小动物对蓝藻捕食特征^[11~13].

本研究拟采用湖泊模拟装置进行模拟实验, 并结合玻璃瓶实验, 对孟氏浮游蓝丝藻的在富营养化

收稿日期: 2007-09-21; 修订日期: 2007-11-22

基金项目: 国家重点基础研究发展规划(973)项目(2002CB412301); 科研条件工作项目(JG-2004-24)

作者简介: 唐忠波(1983~), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为水环境保护, E-mail: zhongbo-tang@163.com

* 通讯联系人, E-mail: jinxc@caes.org.cn; chuza@craes.org.cn

水体中垂直分布与浮力变化规律进行分析,以期进一步揭示丝状蓝藻水华的发生规律。

1 材料与方法

1.1 藻种和培养基

孟氏浮游蓝丝藻(原名孟氏颤藻)(*Planktothrix mougeotii*)由日本霞浦湖分离。玻璃瓶中采用培养基为 M_{II} , 其组成为 1 L 去离子水中含有: 100 mg $NaNO_3$ 、10 mg K_2HPO_4 、75 mg $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 、40 mg $CaCl_2 \cdot 2H_2O$ 、20 mg Na_2CO_3 、6 mg 柠檬酸铁和 1 mg $Na_2EDTA \cdot 2H_2O$ 。湖泊模拟装置中采用培养基组成为 1 L 地下水含有: 100 mg $NaNO_3$ 、10 mg K_2HPO_4 、6 mg 柠檬酸铁和 1 mg $Na_2EDTA \cdot 2H_2O$ 。

1.2 湖泊模拟装置中光照实验

湖泊模拟装置主要由人工湖槽(高 4 m, 内径 1 m)、人工太阳(Xe 灯)、灭菌槽、温度控制系统、空气供应系统等部分组成。人工湖槽培养基的含量为 2.4 t, 水深为 3.5 m。为模拟湖泊水体的流动, 在水深 0.7 m 处通入空气使表层水体保持 $2 \sim 5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 的扰动, 控制水体温度为 $(28 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ 。接入藻种进行培养, 接种量为 $30 \text{ mm} \cdot \text{mL}^{-1}$ (浮游蓝丝藻计藻丝长度), 水体表面照度调整为 $700 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$, 光照/无光照比为 12 h:12 h。该模拟实验分 48 h 无光照和 48 h 光照 2 个阶段。接入藻种 21 d 后, 开始进行第 1 阶段试验。第 1 阶段: 先对湖槽进行 12 h 的光照处理和底部曝气, 然后停止光照和曝气, 开始进行 48 h 无光照试验。第 2 阶段: 第 1 阶段试验完成之后对人工湖槽的各项模拟条件进行还原, 时间为 4 d, 然后对湖槽进行 12 h 无光照处理和底部曝气, 再停止曝气, 开启光源进行 48 h 光照试验。2 个试验阶段的取样时间均为 0、4、8、12、24、28、32、36 和 48 h。每次均从深度分别为 0.5、1.5、2.5 和 3.5 m 等 4 个取样口取样 200 mL, 测定孟氏浮游蓝丝藻生物量和漂浮百分率。在 2 个实验过程中, 水体 pH 值均在 8.8~9.0 之间。

1.3 玻璃瓶装置中光照实验

浮游蓝丝藻接入 10 L 玻璃瓶中(8 L 的 M_{II} 培养基)在 28°C 进行培养, 光照强度分别为 $25 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ 和 $100 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$, 光暗比为 12 h:12 h, 培养基的初始 pH 为 8, 曝气量为 $2.5 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$ 。培养 6 d 后, 水体 pH 值均在 9.0~9.3 之间, 以光照时间为 0 h 的时刻点为 0 h, 分别在 0、1、2、4、6、8、10、12、13、14、16、18、20、22 和 24 h 取样, 测

定藻丝的漂浮百分率、伪空胞体积和镇重物(糖和蛋白质)的含量。

1.4 各指标测定方法

藻丝密度用血球计数板(Minato, TATAI)在光学显微镜(Olympus BH-2)下测定, 浮游蓝丝藻计藻丝长度(每次计数体积为 $10 \mu\text{L}$), 各计数 3 次。当有计藻丝长度超过 0.25 mm 时, 采用超声波将藻丝长度打断后再计长度。藻干重经玻璃纤维滤膜过滤、洗涤、烘干(90°C)12 h 后测定。藻漂浮百分率用 Sedgwick-Rafter 沉积腔在光学显微镜(Olympus BH-2)下测定, 每次取藻丝总长度超过 10 mm 的藻液于沉积腔中静置 20 min 后计数, 各计数 3 次。藻丝的伪空胞体积的测定, 先用 $<0.02 \text{ MPa}$ 的压力过滤浓缩藻液^[14], 再采用改进的 Walsby 等^[15]进行装置测定。细胞内糖和蛋白质的含量分别采用蒽酮比色法和酚啉试剂法进行测定^[16]。

2 结果与分析

2.1 光照和无光照条件下孟氏浮游蓝丝藻的垂直分布

持续 48 h 光照条件下孟氏浮游蓝丝藻生物量的垂直变化情况见图 1。光照开始时水体中藻生物量均匀分布。光照 4 h 后, 水体表层有少量藻丝聚集; 8 h 时, 水体 0~2 m 层藻生物量处于整个水体中的最低水平, 2~3 m 层处于整个水体中的最高水平, 3 m 以下水体中的藻生物量与 0 h、4 h 时的相当, 此时在水体的 2~3 m 处形成 1 个藻丝聚集层; 12 h 时, 藻丝聚集层相当明显; 在随后的 36 h 内, 这种聚集分层现象不断加强。持续 48 h 无光照条件下孟氏浮游蓝丝藻生物量的垂直变化情况见图 1。随着无光照时间增长, 在水体表层有藻丝聚集; 12 h 时, 水体表层聚集的藻丝约占到整个水体的 20%, 48 h 时, 水体表层藻丝聚集现象更加明显, 约 50% 的藻丝聚集在水体表面。

2.2 光照和无光照条件下孟氏浮游蓝丝藻的漂浮百分率的变化

光照和无光照条件下湖槽中各层孟氏浮游蓝丝藻漂浮百分率的变化情况见表 1。在持续光照作用下, 水体中藻丝分层现象变得明显, 表层的漂浮百分率为 0, 2~3 m 层藻丝的漂浮百分率约为 50%, 3 m 以下层藻丝的漂浮百分率接近于 70%。由此说明表层的藻丝向水体深处迁移, 2~3 m 层的藻丝能相对稳定的悬浮在该水层, 3 m 以下层的藻丝呈漂浮状态。在持续无光照条件下, 浮游在不同水层中藻丝

漂浮百分率均有相同的 增长趋势,从 15% 左右上升至 50% 以上. 这表明,水体中的藻丝最初趋向于向

水体底部迁移,但在无光照条件下,藻丝能改变这种趋势转向往水体表层漂浮.

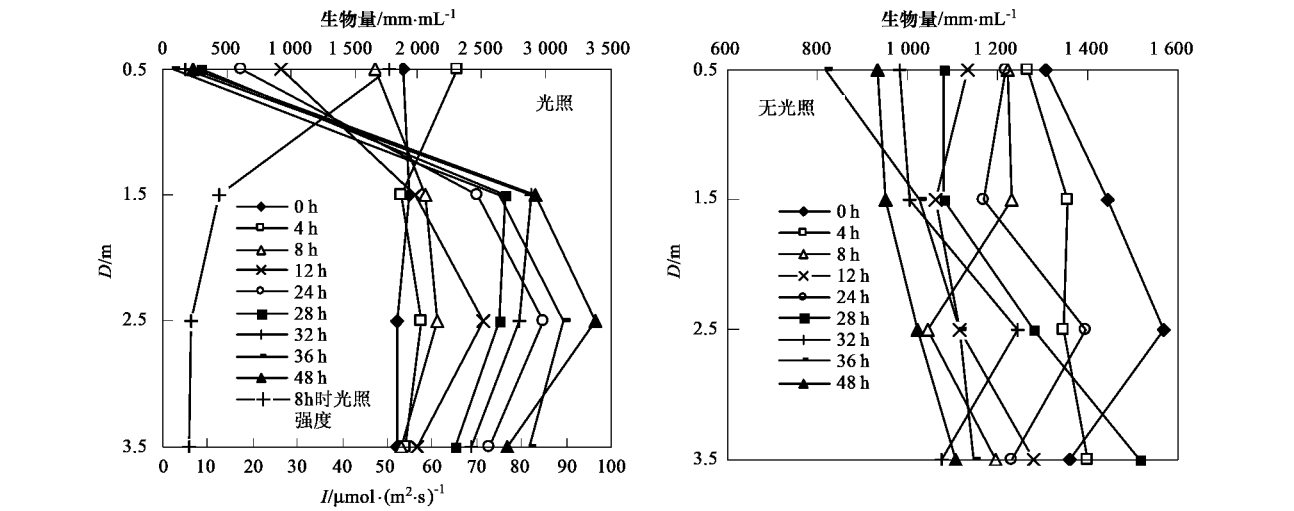


图 1 湖泊模拟装置中孟氏浮游蓝丝藻和光照强度的垂直分布

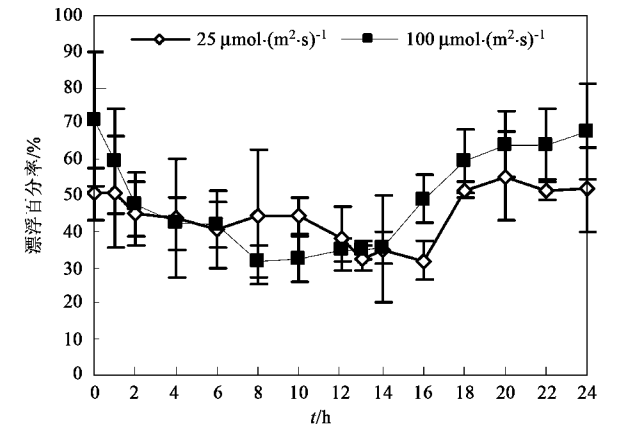
Fig.1 Vertical distribution of *P. mougeotii* biomass and vertical light gradient in lake simulator

表 1 在湖泊模拟装置中孟氏浮游蓝丝藻的漂浮百分率/%

Table 1 Changes of percentage of floating *P. mougeotii* filaments/%

水层深度/m	光照时间/h		无光照时间/h	
	0	48	0	48
0.5	53.2	0	9.9	68.9
1.5	52.9	46.9	13.8	56.1
2.5	61.5	56.3	12.0	60.1
3.5	58.8	69.0	18.7	62.4

浮游蓝丝藻在玻璃瓶装置中培养 6 d 后,在 1 昼夜内的漂浮百分率的变化情况见图 2. 强光照 [100 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期与弱光照 [25 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期比较,前种条件下藻丝



均为前 12 h 光照后 12 h 无光照,下同

图 2 玻璃瓶中孟氏浮游蓝丝藻漂浮百分率在 1 昼夜间的变化

Fig.2 Diel buoyancy patterns of *P. mougeotii* in the pyrex bottle

的漂浮百分率变化较大,藻丝的最大漂浮百分率相对较高. 强光照 [100 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期条件下,光照开始 2 h,藻丝漂浮百分率快速下降,后变化较慢,经过 8 h 光照降低至 30%;无光照 2 h 后,藻丝的漂浮百分率缓慢增加,经过 10 h 持续增加,接近 24 h 前的水平. 在弱光照 [25 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期条件下,漂浮百分率的下降和上升过程均较缓慢.

2.3 孟氏浮游蓝丝藻细胞内伪空胞、糖及蛋白质含量的变化

不同光强条件下培养 6 d 后,孟氏浮游蓝丝藻 1 昼夜间藻细胞伪空胞、糖及蛋白质含量变化见图 3.

1 个弱光照 [25 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期内,藻细胞伪空胞体积略有下降,1 个强光照 [100 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期内,藻细胞伪空胞体积基本保持不变. 不同光强条件下的藻细胞蛋白质含量均无明显变化,但藻细胞糖含量变化情况有较大差异,在强光照 [100 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期下藻细胞糖含量变化幅度明显大于弱光照 [25 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期下的. 在强光照 [100 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期下,藻细胞糖含量在光照后 6 h 内,从 12% 快速升至 35%,随后 8 h 内,藻细胞糖含量无显著变化,无光照 2 h 后,藻细胞内糖含量缓慢下降,10 h 后基本恢复 1 昼夜前的水平. 在弱光照 [25 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照周期条件下,藻细胞糖含量的上升和下降过程均较缓慢.

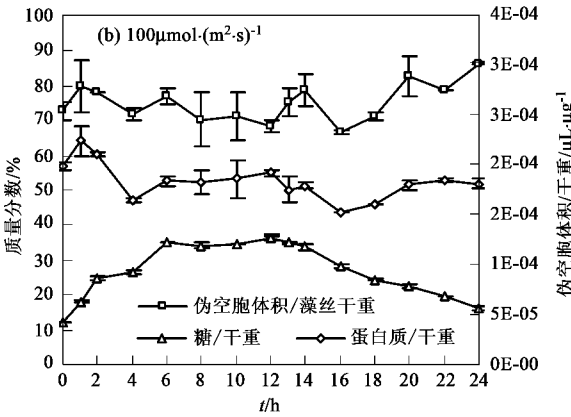
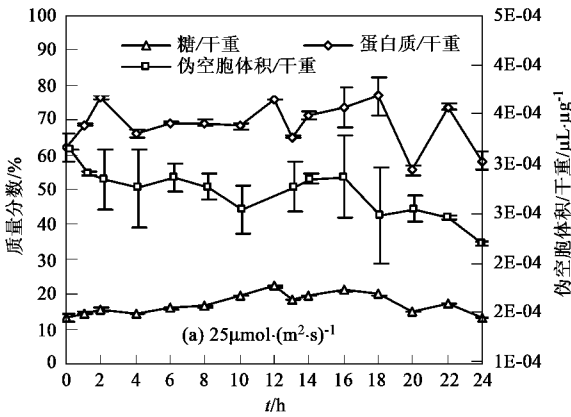


图 3 孟氏浮游蓝丝藻细胞内伪空胞体积、糖及蛋白质含量在 1 昼夜间的变化

Fig.3 Variation of cellular gas vesicles volume, carbohydrate and protein content of *P. mougeotii* filaments in a light-dark cycle

3 讨论

早晨太阳出来后,蓝藻能通过沉降作用避免受到中午强光的照射,这样能有效地防止强光引起的光抑制和光氧化等破坏,从而具有竞争优势. 本研究中发现,在光照开始 8 h 后,浮游蓝丝藻的藻丝在水体 2~3 m 层大量聚集,随着光照时间增长,藻丝聚集层趋于稳定. Walsby 等^[17]指出在白天浮游蓝丝藻的藻丝对在水体垂直方向上呈梯度变化的光照强度具有响应机制:水体表层的藻丝失去浮力,水体底层的藻丝获得浮力,而大部分藻丝聚集在深度约 6 m 的水体中,因为这个深度上具有使浮游蓝丝藻获得适中浮力的光照强度.在湖泊中,光照强弱能制约藻丝的浮力状况,藻丝聚集层也就受到光照强弱的影响. 已经有学者做了光照强弱与藻丝的浮力之间关系的研究, Porat 等^[18]的研究表明, *Aphanizomenon ovalisporum* 在光照 $[10\text{ }\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}]$ /无光照周期比为 12 h:12 h 条件下培养 4 d,其漂浮百分率始终处于 50%~60% 间. Walsby 等^[19]的研究表明,当培养条件为光照 $[3.9\sim8.0\text{ }\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}]$ /无光照周期时, *Planktothrix rebeszens* 的藻丝浮力在光照下处于稳定状态. 但模拟装置实验比三角瓶实验能更好地反映天然湖泊的情况,应用湖泊模拟装置的研究表明,在光强为 $10\text{ }\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 时,浮游蓝丝藻漂浮百分率处于 50% 附近,其浮力处于稳定状态;处于该水层上部的藻丝漂浮百分率 < 50%,呈沉降状态;处于该水层下部的藻丝漂浮百分率 > 50%,呈漂浮状态.

在湖泊中,蓝藻往往在早晨太阳出来前或者连续几个阴天后聚集在水体表层. 研究中发现,无光

照 8 h 后,在水体表层有少量藻丝层聚集,无光照 12 h 后,约 20% 的藻丝聚集在水体表层,无光照 48 h 后,水体表层藻丝聚集现象更加明显达到总量的 50%. 跟光照条件下比较,无光照条件下藻丝迁移的速率较慢.

实验中发现,浮游蓝丝藻的移动性不强,在天然湖泊中可能比微囊藻的差,而有研究表明微囊藻的移动性强弱与其群体特征有关^[8];光照条件下,模拟装置中水温在深 1.5~2.5 m 层发生了 1℃ 跃迁,可能浮游蓝丝藻的迁移聚集能穿透温跃层进入水体深处.

藻丝浮力对光照强度的响应机制在昼夜周期上表现出一定的规律. 经过多个光周期连续培养的藻丝其浮力经过 1 个光降暗升的过程后能恢复到原有状态,这与 Walsby 等^[19]的研究结论相一致. 与弱光照 $[25\text{ }\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}]$ /无光照条件下的比较,强光照 $[100\text{ }\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}]$ /无光照周期下培养的藻丝浮力变化较大,有明显的沉降与漂浮特征. 浮力对光照的响应是通过改变藻细胞内伪空胞、糖及蛋白质含量 3 个因素中的 1 个或多个实现^[8~10],同时 Porat 等^[18]研究认为,弱光照和浅水湖泊的水压所能改变的丝状藻伪空胞体积不足以影响藻丝浮力,并提出了在浅水湖泊中糖含量变化是 *Aphanizomenon ovalisporum* 浮力变化主要原因的假设. 本研究表明 1 个光周期内藻细胞的伪空胞体积与蛋白质含量均无明显变化,藻丝浮力变化与藻细胞糖含量变化反相关,藻丝浮力对光照的响应可能通过藻细胞的糖含量变化实现.

4 结论

(1)光照 8 h 后,孟氏浮游蓝丝藻在湖泊中深 2

~ 3 m 处形成聚集层;无光照 12 h 后,约 20% 的藻丝聚集在水体表层;无光照 48 h 后,约 50% 的藻丝聚集在水体表层.

(2)光照条件下湖泊中藻丝分层现象明显时,藻丝集聚在光照度为 $10\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 左右的水层中,处于该水层上部的藻丝漂浮百分率 < 50% 趋向于沉降,处于该水层下部的藻丝漂浮百分率 > 50% 趋向于漂浮.

(3)藻丝的浮力变化范围与光强强度之间存在一定的关系. 与弱光照[$25\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照条件比较,强光照[$100\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]/无光照条件下培养的藻丝浮力变化较大,有明显的沉降与漂浮特征,在 1 昼夜内,藻丝浮力对光照的响应可能通过藻细胞的糖含量变化实现.

参考文献:

[1] Dokulil M T, Teubner K. Cyanobacterial dominance in lakes [J]. Hydrobiologia, 2000, **438**: 1-12.

[2] Irene K E, Brunberg A K. The importance of shallow sediments in the recruitment of *Anabaena* and *Aphanizomenon* (Cyanophyceae) [J]. J Phycol, 2004, **40**: 831-836.

[3] Humphries S E, Lyne V D. Cyanophyte blooms: the role of cell buoyancy [J]. Limnol Oceanogr, 1988, **33**: 79-91.

[4] Walsby A E, Hayes P K, Roje R, *et al.* The selective advantage of buoyancy provided by gas vesicles for planktonic cyanobacteria in the Baltic Sea [J]. New Phytol, 1997, **136**: 407-417.

[5] Klemer A R, Feuillade J, Feuillade M. Cyanobacterial blooms : carbon and nitrogen limitation have opposite effects on the buoyancy of *Oscillatoria* [J]. Science, 1982, **215**: 1629-1631.

[6] Ganf G G, Oliver R L. Vertical separation of light and available nutrients as a factor causing replacement of green algae by blue-green algae in the plankton of a stratified lake [J]. J Ecol, 1982, **70**: 829-844.

[7] Chu Z S, Jin X C, Yang B, *et al.* Buoyancy regulation of

Microcystis flos-aquae during phosphorus-limited and nitrogen-limited growth [J]. Journal of plankton research, 2007, (11): 1-7.

[8] Oliver R L. Floating and sinking in gas-vacuolate cyanobacteria [J]. J Phycol, 1994, **30**: 161-173.

[9] Walsby A E. Gas vesicles [J]. Microbiol Mol Biol Rev, 1994, **58**: 94-144.

[10] Wallace B B, Bailey M C, Hamilton D P. Simulation of vertical position of buoyancy regulating *Microcystis aeruginosa* in a shallow eutrophic lake [J]. Aquatic Sciences, 2000, **62**: 320-333.

[11] 储昭升,金相灿,庞燕. 铜绿微囊藻和孟氏颤藻在富营养化湖泊中生长特征的模拟研究[J]. 环境科学学报,2006, **26**(11): 1815-1820.

[12] Chu Z S, Jin X C, Iwami N. The effect of temperature on growth characteristics and competitions of *Microcystis aeruginosa* and *Oscillatoria mougeotii* in a shallow eutrophic lake simulator system [J]. Hydrobiologia, 2007, **581**: 217-223.

[13] 储昭升,金相灿,阎峰,等. EDTA 和铁对铜绿微囊藻和四尾栅藻生长和竞争的影响[J].环境科学,2007, **28**(11): 2457-2461.

[14] 储昭升,杨波,金相灿,等. 6 株蓝藻伪空胞的临界破裂压力研究[J]. 环境科学,2007, **28**(12): 2695-2699.

[15] Walsby A E, Kinsman R, George K I. The measurement of gas vesicle volume and buoyant density in planktonic bacteria [J]. Journal of Microbiology Methods, 1992, **15**: 293-309.

[16] Hebbert D P J, Phipps P J, Strange R W. Chemical analysis of microbial cells [A]. In: Norris J R, Ribbons D W(eds). Method in Microbiology V.5B [C]. Academic Press, 1971. 209-344.

[17] Walsby A E, Utkilen H C, Johnsen I J. Buoyancy changes of a red coloured *Oscillatoria agardhii* in Lake Gjesjoen, Norway [J]. Arch Hydrobiol, 1983, **97**: 18-38.

[18] Porat R, Teltsch B, Perelman A, *et al.* Diel buoyancy changes by the cyanobacterium *Aphanizomenon ovalisporum* from a shallow reservoir [J]. Journal of Plankton Research, 2001, **23**: 753-763.

[19] Walsby A E, Ng G, Dunn C, *et al.* Comparison of the depth where *Planktothrix rebeszens* stratifies and the depth where the daily insolation supports its neutral buoyancy [J]. New Phytol, 2004, **162**: 133-145.